BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, no 503, novembre-décembre 1977, Botanique 34

La végétation de l'aire classée de la Lama dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey)

par Guilhan Paradis et Paul Houngnon *

Résumé. — Ce travail décrit la structure et la composition floristique des formations végétales de l'aire classée de la Lama et de ses bordures : forêt, savane, fourré.

La forêt est une forêt basse, dense, semi-décidue, localisée sur les sols argileux et périodiquement inondés par l'eau de pluie. Les arbres dominants sont : *Dialium guineense, Diospyros mespiliformis, Mimusops andongensis, Drypetes floribunda* et *Celtis brownii. Afzelia africana*, modérément abondant, est régulièrement distribué. La répartition d'*Anogeissus leiocarpus* est très irrégulière : par endroits il constitue des peuplements, vestiges de champs antérieurs à la date de mise en réserve ; ailleurs, il est absent. Les grands arbres des forêts denses semi-décidues ont une faible densité.

Actuellement, l'homme détruit la forêt pour ses cultures de maïs.

En bordure de la forêt, sur les mêmes sols argileux mais aussi sur les sols sableux, existent des savanes considérées comme d'origine anthropique (savanes dérivées). Entre elles et la forêt, par places, il y a un fourré, qui est un stade de progression de la forêt sur la savane, en l'absence d'activité humaine.

Abstract. — *The vegetation of the protected area of the Lama in the mosaic forest-savanna of South-Benin (formerly South-Dahomey).* — In this work, are described the structure and the floristic composition of the formations of the protected area of the Lama and its skirts : forest, savanna, thicket.

The forest is of the low, closed, semi-deciduous type, located on clay soils and periodically flooded by rain water. The dominant trees are : *Dialium guineense, Diospyros mespiliformis, Mimusops andongensis, Drypetes floribunda* and *Celtis brownii. Afzelia africana*, moderately abundant, is regularly distributed. The repartition of *Anogeissus leiocarpus* is very irregular : in places, it constitutes some stands which are the vestiges of former cultivated fields, which existed before the area became a reserve ; it is missing everywhere else. The density of tall trees of the semi-deciduous forests is low.

Nowadays, the forest is destroyed by man for its maize crops.

On the skirts of the forest, on the same clay soils, but also on the sandy soils, there are savannas considered as being of anthropic origin (derived savannas). Between the latter and the forest, in places, there is a thicket, which is a stage in the progress of the forest on the surrounding savanna, in the absence of human activity.

Le Bénin méridional (ex-Dahomey) appartient, du point de vue phytogéographique, à la zone de la mosaïque forêt-savane et à celle de transition avec les forêts claires et savanes relativement humides (Keay, 1959, fig. 1 A). Ses forêts n'ont fait l'objet que de rares recherches publiées (Aubréville, 1937 ; Mondjannagni, 1969 ; Paradis, 1975*a* et *b*) et il n'y a pas encore eu de travaux portant sur les contacts des quelques îlots forestiers

* *Laboratoire de Botanique, Université Nationale du Bénin, B.P. 526, Cotonou (Bénin).*

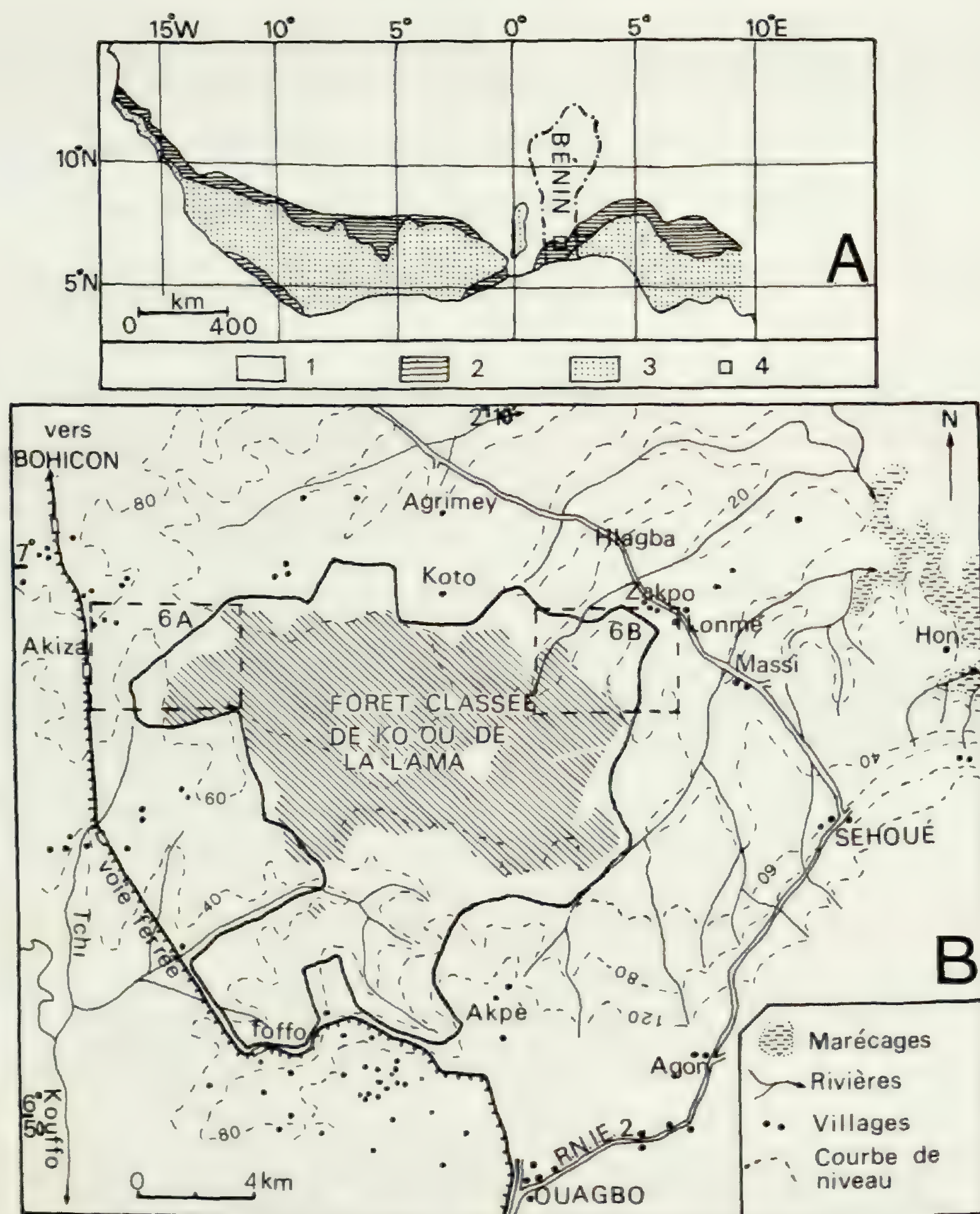


Fig. 1. — Situation de l'aire étudiée : A, localisation dans les zones de végétation de l'Afrique occidentale [d'après Keay, 1959, et Hopkins, 1974. (1 : zone des savanes ; 2 : zone de la mosaïque forêt-savane ; 3 : zone de la forêt dense ombrophile ; 4 : aire étudiée au Bénin)]. — B, l'aire classée de la Lama et les principales localités. (La forêt est représentée en hachures ; les rectangles en tiretés situent les figures 6 A et 6 B.)

avec les savanes et fourrés si nombreux dans cette région. D'ailleurs de telles études sont ici malaisées, car la population, de forte densité, a cultivé une grande proportion de la surface du sol.

Il nous a paru plus simple d'entreprendre des recherches sur la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin par l'étude des parties classées où l'influence humaine, bien que non négli-

geable, est plus faible qu'ailleurs. Ces lieux classés sont pour le sud (ADJANOHOUN, 1968) : Pahou-Ouidah, la Lama, Djigbé, Kétou. Nous avons commencé par la Lama car la FAO (RAEDER-ROITZCH, 1972) suggérait, en vue d'une exploitation éventuelle de bois, la prospection de sa forêt classée, qui est la plus étendue et la moins abîmée du sud du pays. Ayant participé à la prospection, puis ayant poursuivi l'étude sur les savanes et fourrés voisins, nous exposons ce qui nous semble avoir un intérêt pour la connaissance de la végétation (et accessoirement de la flore) du Bénin.

La première partie, s'appuyant sur des faits déjà connus, présente brièvement la zone classée. La deuxième partie décrit la forêt qui a fait l'objet de travaux relativement détaillés. La troisième partie étudie les formations de bordure de la forêt (savane et fourré) et cherche à comprendre leur origine en abordant l'étude du dynamisme de leurs contacts avec la forêt.

I. PRÉSENTATION DE LA ZONE CLASSÉE ET DE SES BORDURES

LOCALISATION (fig. 1 B)

La zone classée (depuis 1946) a une superficie de près de 16 000 ha, mais la forêt non dégradée est beaucoup plus réduite (un peu moins de 9 000 ha actuellement). Cette zone classée s'étend de 6° 55′ à 7° de latitude nord et de 2° 04′ à 2° 12′ de longitude est, dans une portion de la grande dépression est-ouest, argileuse, dite de la Lama [1], qui sépare les hauteurs appelées par SLANSKY (1962) plateaux du nord (ici plateau d'Abomey-Bohicon) et plateaux du sud (ici plateau d'Allada). Dans la forêt, l'altitude du sol est, d'après la carte topographique au 1/200 000e, de 60 m en moyenne. Le raccordement de la dépression avec le plateau du sud se fait par une pente brutale alors qu'il est progressif avec celui du nord.

CLIMATOLOGIE (fig. 2)

Aucune station météorologique n'existant dans la dépression de la Lama, nous ne pouvons qu'utiliser les données des stations les plus proches, distantes de cinquante kilomètres l'une de l'autre : Bohicon au nord, Niaouli au sud. Cependant, leur altitude plus élevée (respectivement 160 et 110 m) empêche de supposer le climat de la dépression comme intermédiaire entre les leurs.

Les diagrammes ombrothermiques (fig. 2 A, 2 B) montrent qu'à Niaouli il y a deux saisons des pluies, août étant subsec, alors qu'à Bohicon la tendance est vers une seule saison des pluies. L'humidité relative a ses maxima proches de 100 % mais les minima pour Bohicon sont inférieurs à 50 % de novembre à mars (fig. 2 C). C'est pendant les jours d'har-

1. Bien que la carte topographique Porto-Novo (au 1/200 000e) indique forêt « de Lama », il est plus logique d'écrire forêt « de la Lama », puisque la dépression boueuse (« lama » signifiant boue en portugais) est appelée dépression de la Lama (SLANSKY 1962 : 16). Le terme employé de forêt de Ko (« ko » signifiant argile en fon) serait d'ailleurs préférable.

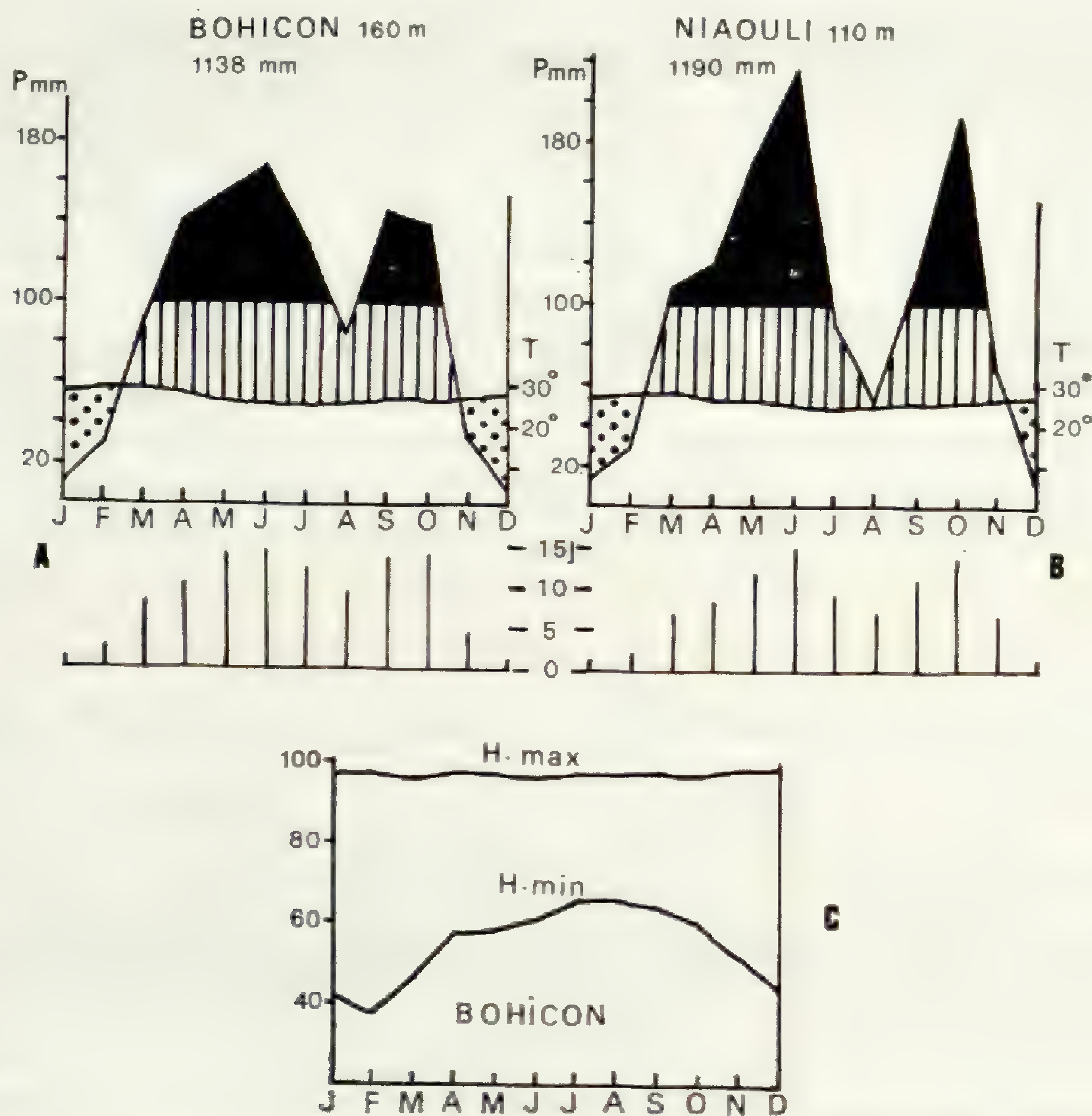


Fig. 2. — Caractères climatiques de la région : A et B, diagrammes ombro-thermiques et nombre de jours de pluie pour deux stations au nord et au sud de la Lama. (Les données pour les pluies correspondent à la période 1941-1970 ; celles pour les températures à la période 1951-1960.) — C, humidité maxima (H. max) et minima (H. min) à la station de Bohicon.

mattan, qui dure en moyenne de début décembre à fin janvier, que l'évapotranspiration est la plus intense. Mais dans la dépression de la Lama, en saison sèche les brouillards nocturnes persistent jusqu'à une heure avancée de la matinée et ralentissent l'évapotranspiration. L'absence de mesure de ce facteur est regrettable.

Enfin, un dernier point à souligner sur le macro-climat est l'irrégularité de la quantité des pluies d'une année à l'autre.

Pédologie et géomorphologie (fig. 3)

Viennot (1966) a montré que la dépression de la Lama avait surtout des vertisols hydromorphes très gras, formés sur les argilo-calcaires et argiles éocènes, de faible pendage sud. La carte de Volkoff (1976) classe ces sols dans la catégorie des « vertisols topomorphes non grumosoliques sur argile sédimentaire ». Les sols de la partie méridionale du plateau d'Abomey développés sur des sédiments crétacés, sont ferrallitiques et riches en concrétions ferrugineuses. Ceux du plateau d'Allada sont aussi des sols ferrallitiques rouges argileux

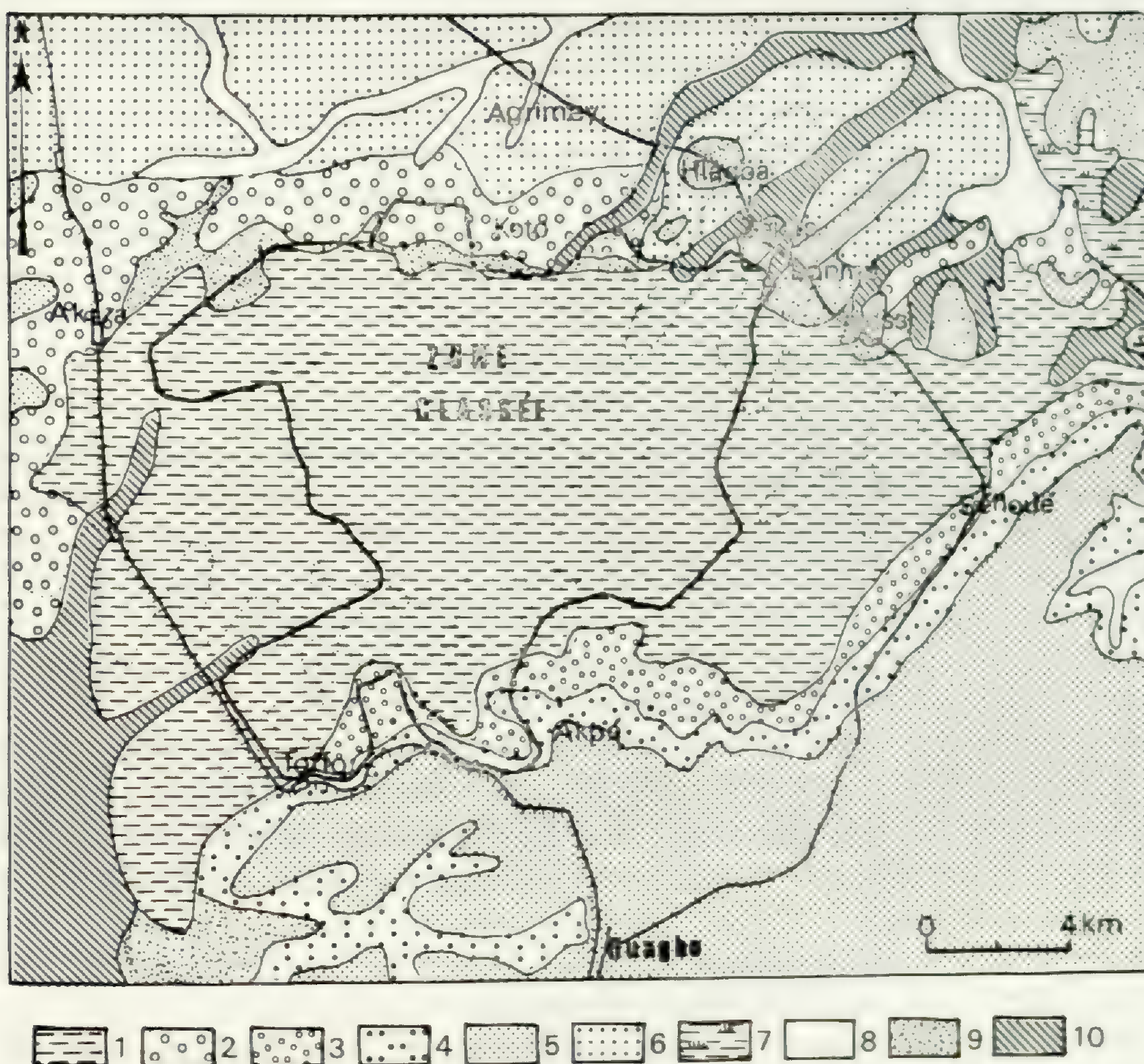


FIG. 3. — Carte pédologique de la forêt de la Lama et ses bordures (d'après VOLKOFF, 1976, modifiée pour la légende). 1 : vertiso argileux. 2 : sol colluvial sablo-argileux lessivé. 3 : sol colluvial sablo-argileux hydromorphe. 4 : sol à concrétions gréseuses sur pentes. 5 : terre de barre (sédiment argilo-sableux ferrallitique sans concrétion). 6 : sol sablo-argileux à concrétions sur sédiment crétacé. 7 : sol hydromorphe à gley sur argile. 8 : sol hydromorphe à gley sur alluvions. 9 : sol hydromorphe à pseudo-gley sur sable. 10 : sol hydromorphe à pseudo-gley sur argile.

et sablo-argileux, développés sur la terre de barre [1], formation géologique de type sidérolithique, coiffant le Continental terminal (HOUESSOU, 1974). Le ruissellement entraîne le sable des bordures des plateaux et ce sable recouvre les sols argileux en lisière de la dépression.

A l'intérieur de la forêt, un drainage au tracé indécis et à vitesse lente s'effectue vers le lac Hlan à l'est et vers la vallée du Kouffo à l'ouest. Il provoque, sur tout l'étendue de la forêt et sur ses bordures, de très nombreux chenaux d'érosion d'une profondeur de 30 cm, aux parois abruptes et de 40 à 60 cm de large. Ils rendent la marche très malaisée, d'autant plus que le sol lourd est glissant et que l'eau de pluie y stagne de mai à novembre. On verra que cette stagnation de l'eau fait de la forêt de la Lama un type de forêt occasionnellement inondée et qu'elle entraîne une érosion du bord des chenaux expliquant la mortalité de

1. Du portugais « terra barro » (terre argileuse) d'après SLANSKY, 1962 : 16.

nombreuses plantules. En outre à l'ombre, l'eau stagnante imbibe l'argile même en saison sèche et entretient une humidité non négligeable, tandis qu'aux endroits ensoleillés le sol est très fendillé.

Ces caractères pédologiques semblent expliquer pourquoi la route inter-États a évité la forêt. Elle traverse la dépression là où la zone argileuse est la moins étendue, à l'est, où existent plusieurs placages, en buttes témoins, de terre de barre (portant les localités de Massi, Lonmé, Zakpo, Hlagba).

Les formations végétales de la zone classée

La zone classée était, lors du classement en 1946, beaucoup plus occupée qu'aujourd'hui par la forêt qui fera l'objet de la deuxième partie de cette note. En effet l'homme en a défriché une très grande surface comme le montre la comparaison des photographies aériennes prises en 1976 avec celles de 1956 (fig. 5). Aussi, des champs et des jachères à divers stades sont très nombreux autour de la forêt, surtout dans les bordures nord et sud. Dans les parties nord-est, est, nord-ouest et ouest existent des savanes typiques et un fourré qui paraît être un stade vers la reforestation (troisième partie).

Du point de vue historique, la seule étude botanique sur la zone classée est celle, d'ailleurs assez poussée, de Mondjannagni (1969). Il a décrit la forêt comme « une forêt dense semi-décidue très proche floristiquement des forêts à Samba », mais dont la flore est plus variée parce que des essences de forêts claires apparaissent « comme *Diospyros mespiliformis* et *Anogeissus leiocarpus*, caractéristiques des forêts sèches ». Ces deux espèces, plus *Dialium guineense*, « abondant et uniformément répandu... impriment une physionomie particulière plus ou moins légère et claire à la strate arborescente ». L'auteur note aussi « que le sous-bois est dépourvu de Graminées de savane » et il conclut : « au total, on peut affirmer que cette formation dense sèche est nettement mixte avec prédominance d'éléments forestiers semi-décidus ». Notre travail complète celui de Mondjannagni et le nuance sur certains points.

II. ÉTUDE DE LA FORÊT CLASSÉE

De nos observations, il ressort que cette forêt est complexe. Par exemple, le long des quelques ruisseaux la traversant, abonde *Cynometra megalophylla* [1], arbre caractéristique des forêts riveraines ; les peuplements à *Anogeissus leiocarpus* ne sont, comme on le verra, qu'un stade dans la succession vers un état moyen de la forêt. Cet état, le plus représenté spatialement, et peut-être proche de la formation climacique de ce lieu, est le suivant (photos 1, 2, 3) :

1. Quelques grands arbres, dépassant 30 m, très éloignés les uns des autres et ne formant donc pas une strate continue. Ils appartiennent aux espèces des forêts denses semi-

1. La dénomination des espèces suit Hutchinson & Dalziel (1954-72). Flora of West Tropical Africa, 2nd edn.

décidues : *Ceiba pentandra*, *Antiaris africana*, *Chlorophora excelsa*, *Triplochiton scleroxylon*. Seul *Ceiba* est représenté avec une densité assez forte. La phase défeuillée de ces espèces a une durée variable avec l'intensité de la sécheresse : quasiment nulle en 1975-1976 et de près de trois mois en 1976-1977.

2. Une strate continue d'arbres élevés de 15 à 25 m, sempervirents, comprenant *Dialium guineense* très abondant, plus *Diospyros mespiliformis* et *Mimusops andongensis* moins nombreux. *Anogeissus leiocarpus* a une répartition irrégulière, abondant par place, absent ailleurs. Dans cette strate et la dépassant assez souvent, *Afzelia africana* n'est pas rare. Les feuillages des arbres de cette strate sont peu jointifs et laissent pénétrer la lumière, ce qui favorise la luxuriance des lianes et des deux autres strates.

3. Une strate de 7 à 10 m, avec les mêmes espèces que dans la précédente mais où s'ajoutent, en abondance, *Drypetes floribunda* et *Celtis brownii*.

4. De 1 à 5 m, un sous-bois très dense, avec beaucoup d'espèces et dominé par *Sorindeia warneckei*, *Cremaspora triflora*, *Chassalia kolly*, *Pancovia bijuga* et *Gardenia triacantha*.

5. Une strate herbacée ne tapissant pas tout le sol et où dominent *Culcasia saxatilis*, *Geophila obvallata* et *Oplismenus hirtellus*.

Dans les strates 2 et 3, les lianes sont nombreuses. Par contre il y a très peu d'épiphytes.

Aussi il semble qu'on doive définir cette formation comme une forêt dense, basse, semi-décidue, périodiquement inondée par l'eau de pluie que retient le sol argileux. Trois espèces d'arbres (*Dialium guineense*, *Diospyros mespiliformis* et *Mimusops andongensis*) y impriment leur cachet par leur grande abondance et leur répartition régulière, comme le confirme l'étude quantitative.

A. — Étude quantitative

1. Méthodologie

Un layonnage a été tracé depuis une ligne de base centrale, en vue de l'inventaire des ressources en bois (Marsh, 1976). Cet inventaire, réalisé aux mois de février et mars 1976, porta sur le sondage de 269 parcelles de 25 × 200 m (= 0,5 ha), régulièrement disposées le long de 9 layons, également répartis dans la forêt peu abîmée. Les diamètres des arbres à hauteur d'homme ont été relevés à partir de 20 cm pour les espèces suivantes : *Afzelia africana*, *Antiaris africana*, *Anogeissus leiocarpus*, *Ceiba pentandra*, *Chlorophora excelsa*, *Dialium guineense*, *Diospyros mespiliformis*, *Mimusops andongensis* et *Triplochiton scleroxylon*.

En plus, dans 21 parcelles, réparties au hasard (par tirage au sort) sur 7 layons où l'influence humaine était moindre, on a effectué un relevé floristique complet sur 5 × 5 m (= 25 m²) et on a mesuré le diamètre à hauteur d'homme de toutes les espèces à partir de 10 cm sur des parcelles de 25 × 25 m (= 625 m²). Il est certain que la surface 5 × 5 m est petite pour permettre des comparaisons avec d'autres formations, mais le nombre important de parcelles testées (21) remédie en partie à ce défaut.

Tableau I. — Fréquence de présence des espèces inventoriées dans 21 parcelles de 5 m × 5 m, réparties au hasard.

De 80 à 100 % de présence

Dialium guineense	100 %
Cremaspora triflora	95 %
Drypetes floribunda	—
Diospyros mespiliformis	85 %
Strychnos afzelii	—
Triclisia subcordata	80,9 %

De 60 à 80 % de présence

Cassipourea congoensis	76 %
Chassalia kolly	—
Connarus thonningii	—
Culcasia saxatilis	—
Salacia lomensis	—
Sorindeia warneckei	—
Psychotria latistipula	71,4 %
Memecylon afzelii	66,6 %
Oplismenus hirtellus	—

De 40 à 60 % de présence

Celtis brownii	57 %
Lecaniodiscus cupanioides	52,3 %
Pancovia bijuga	—
Agelaea obliqua	47 %
Landolphia owariensis	—
Ochna afzelii	—
Cissus rufescens	—
Dennettia tripetala	—
Mimusops andongensis	42,8 %
Neostachyanthus occidentalis	—

De 20 à 40 % de présence

Byrsocarpus coccineus	38,8 %
Salacia nitida	—
Monodora tenuifolia	28,5 %
Abrus canescens	23,8 %
Dioscorea minutiflora	—
Erythrococca anomala	—
Geophila obvallata	—
Mallotus oppositifolius	—

De 0 à 20 % de présence

Abrus precatorius	19 %
Anchomanes difformis	—
Canthium setosum	—
Deinbollia pinnata	—
Paullinia pinnata	—
Ruellia praetermissa	—
Turraea heterophylla	—
Alafia barteri	14,2 %
Baissea zygodioides	—
Clausena anisata	—
Cyperus imbricatus	—
Dalbergia afzeliana	—
Gardenia triacantha	—
Pellaea doniana	—
Reissantia indica	—
Sabicea calycina	—
Syzygium guineense	—
Adenia cissampeloides	9,5 %
Afzelia africana	—
Calyptrochilum emarginatum	—
Canthium cornelia	—
Combretum grandiflorum	—
Dioscorea bulbifera	—
Diospyros ferrea	—
Landolphia dulcis	—
Landolphia landolphioides	—
Lannea afzelii	—
Olyra latifolia	—
Ouratea flava	—
Ritchiea albersii	—
Rytigynia gracilipetiolata	—
Secamone afzelii	—
Vernonia colorata	—
Achyranthes aspera	4,7 %
Adenia lobata	—
Adenopus breviflorus	—
Adiantum vogelii	—
Albizia zygia	—
Amorphophallus dracontioides	—
Anogeissus leiocarpus	—
Asparagus warneckei	—
Calycobolus africanus	—
Capparis thonningii	—
Ceiba pentandra	—
Chlorophora excelsa	—
Cissus aralioides	4,7 %

Cleistopholis patens	4,7 %
Cryptolepis sanguinolenta	—
Dichapetalum guineense	—
Elaeis guineensis	—
Flagellaria guineensis	—
Holarrhena floribunda	—
Hypselodelphis violacea	—
Lonchocarpus sericeus	—
Macrosphyra longistyla	—
Memecylon dinklagei	—
Olax gambecola	—
Olax subscorpioidea	—
Picralima nitida	—
Pleioceras barteri	—
Rhynchosia minima	—
Ritchiea reflexa	—
Strychnos splendens	—
Tragia senegalensis	—

2. **Résultats de l'inventaire floristique** (tabl. I)

Le tableau I donne le classement des espèces rencontrées par fréquence de présence décroissante : ainsi, une espèce présente dans 20 relevés sur les 21 a une fréquence de 95 % etc. Ce tableau confirme la description précédente. On y constate, en effet, que les arbres et arbustes dominants, donnant l'essentiel de sa physionomie à la forêt sont : *Dialium guineense* (100 %), *Drypetes floribunda* (95 %), *Diospyros mespiliformis* (85 %), *Memecylon afzelii* (66,6 %), *Celtis brownii* (57 %) et *Mimusops andongensis* (42,8 %). Les arbres des forêts denses semi-décidues sont très rares : *Ceiba pentandra* et *Chlorophora excelsa* (4,7 %). De même *Anogeissus leiocarpus* a une fréquence très basse (4,7 %), qui empêche de retenir cette espèce pour caractériser l'ensemble de la forêt.

Le sous-bois est dominé par *Cremaspora triflora* (95 %), *Chassalia kolly*, *Sorindeia warneckei* (76 %), *Psychotria latistipula* (71,4 %), la strate herbacée par *Culcasia saxatilis* (76 %), *Oplismenus hirtellus* (66,6 %) et *Geophila obvallata* (23,8 %).

Les lianes dominantes sont : *Strychnos afzelii* (88 %), *Triclisia subcordata* (80,9 %) et *Salacia lomensis* (76 %).

3. **Fréquence de présence et quantité des espèces d'arbres** (tabl. II)

Le tableau II montre que, malgré la très grande surface des 21 parcelles où ont été effectuées les mesures (25 × 200 m = 0,5 ha), il n'y a pas égalité des pourcentages de présence des arbres de plus de 20 cm de diamètre. On voit que *Dialium guineense* et *Diospyros mespiliformis* sont partout présents, que *Mimusops andongensis* et *Afzelia africana* sont aussi très fréquents sur ces parcelles. Par contre, les arbres des forêts denses semi-décidues (*Antiaris*, *Ceiba*, *Chlorophora*, *Triplochiton*) et *Anogeissus leiocarpus* ont une fréquence de présence inférieure à 50 %.

Il y a une très forte dominance de *Dialium guineense*, suivie par celles de *Diospyros mespiliformis* et de *Mimusops andongensis*. Les autres espèces d'arbres de plus de 20 cm de diamètre sont beaucoup plus rares. *Anogeissus* est aussi abondant qu'*Afzelia* ; cela s'explique, par rapport à sa faible fréquence dans le tableau II A, par le fait qu'il est grégaire alors qu'*Afzelia* est régulièrement réparti.

Tableau II. — Fréquence de présence des espèces d'arbres (de diamètres supérieurs à 20 cm) dans 21 parcelles de 25 m × 200 m, réparties au hasard (n représente le nombre de parcelles où l'espèce a été rencontrée). Nombre total et moyenne par parcelles des arbres de plus de 20 cm de diamètres.

	Présence par parcelle		Nbre d'arbres par parcelle	
	n	%	Total	Moyenne
Dialium	21	100	773	36,8
Diospyros	21	100	392	18,6
Mimusops	20	95,2	188	8,9
Afzelia	18	85,7	80	3,8
Anogeissus	8	38	80	3,8
Ceiba	10	47,6	41	1,94
Chlorophora	5	23,8	7	0,33
Triplochiton	2	9,5	2	0,095
Antiaris	1	4,7	1	0,047

4. **Dynamique des populations des espèces d'arbres** (tabl. III, IV ; fig. 4)

On peut considérer que les classes des diamètres mesurés correspondent approximativement à des classes d'âge.

Dans cette forêt, les espèces étudiées n'ont pas des populations de même comportement. *Drypetes floribunda* et *Celtis brownii*, petits arbres dont le diamètre dépasse rarement 20 cm, présentent des histogrammes d'allure hyperbolique, ce qui traduit des populations à bonne reproduction et bonne survie des stades jeunes. L'inventaire floristique a d'ailleurs indiqué leur forte fréquence de présense (95 et 57 %) : leur régénération s'effectue donc très bien. Pour *Dialium guineense*, *Diospyros mespiliformis* et *Mimusops andongensis*, les histogrammes n'ont une allure hyperbolique qu'au-dessus de 20 cm : il y a donc une mortalité non négligeable dans les stades jeunes. Mais la régénération de ces trois espèces s'effectue bien et leurs populations peuvent être estimées comme stationnaires. Par contre *Anogeissus leiocarpus* et *Afzelia africana*, avec leurs histogrammes en forme de cloches et sans stades jeunes, inférieurs à 20 cm, ont des populations de régénération difficile dans la forêt, ce que laissait déjà supposer leur basse fréquence de présence dans l'inventaire floristique (4,7 et 9,5 % respectivement). De même, les grands arbres des forêts denses semi-décidues (*Antiaris*, *Ceiba*, *Chlorophora*, *Triplochiton*), sans jeunes pieds (tabl. III) ont une régénération délicate dans la forêt.

Puisque la régénération n'est bonne que dans les populations des cinq premières espèces. étudiées, on peut conclure que ce sont elles les espèces climaciques de la forêt de la Lama dans les conditions actuelles. Pourtant, la fructification paraît normale pour les autres espèces. Ainsi. *Afzelia* a, en mars et avril, beaucoup de germinations. La quasi-absence de jeunes individus dans la forêt est sans doute provoquée par leur sensibilité à l'ombre. Mais en outre

il faut tenir compte de l'arrachage mécanique des germinations de l'année par l'eau qui inonde le sol et circule lentement dans les chenaux entre les buttes, durant les saisons des pluies. Ce facteur physique, l'érosion, est important pour limiter les effectifs d'*Afzelia* et de la plupart des autres espèces. Mais les germinations, plus étalées dans le temps de *Dialium*, *Diospyros* et *Mimusops*, permettent à ces espèces d'être mieux représentées à l'état jeune.

Tableau III. — Nombre d'arbres par classe de diamètres (en cm) dans 21 parcelles de 25 m × 25 m, réparties au hasard. (*Sterculia* est représenté par l'espèce *S. tragacantha* et *Fagara* par *F. zanthoxyloides*.)

	10-14	15-19	20-24	25-29	30-34	35-39	40-44	45-49	50-54	55-59	60-69	70-79	90-89	90-119	>120	TOTAL
Drypetes	63	10														73
Celtis	33	14	3													50
Dialium	78	51	182	131	66	40	11	4	2	1			1			567
Diospyros	16	23	63	64	44	12	14	11	4	1	2	1				255
Mimusops	9	12	37	31	31	8	9	2				1				140
Anogeissus			2	15	11	10	7	7			1					53
Afzelia				3	2	5	5		2	1	5	6	1		1	31
Ceiba		1	2	2	1	1	2	1	1	1	2	4	4	4	1	27
Sterculia					1											1
Fagara	11	3		1												15

Tableau IV. — Nombre d'arbres par classe de diamètres (en cm) dans 57 parcelles de 25 m × 200 m.

	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	80-89	90-99	100-109	110-119	>120	Total
Dialium	1 055	494	106	21	9	2	2					1 689
Diospyros	559	262	107	37	10	5	1			1		982
Mimusops	348	172	38	2	1	1						562
Anogeissus	106	81	58	15	1	1						262
Afzelia	12	28	39	54	38	29	10	6	2	1	1	220
Ceiba	14	16	17	19	12	12	5	7	12	9	13	136
Chlorophora	9	5	1	3								18
Triplochiton	5		2	1	3	2						13
Antiaris	7	6	1									14

La rareté des jeunes pieds des arbres des forêts denses semi-décidues (*Antiaris*, *Ceiba*, *Chlorophora*, *Triplochiton*) est vraisemblablement due au caractère très héliophile de leurs plantules, qui ne trouvent pas sous le couvert forestier de bonnes conditions de germination et de croissance. Comme dans les champs cultivés ou récemment abandonnés, des plantules

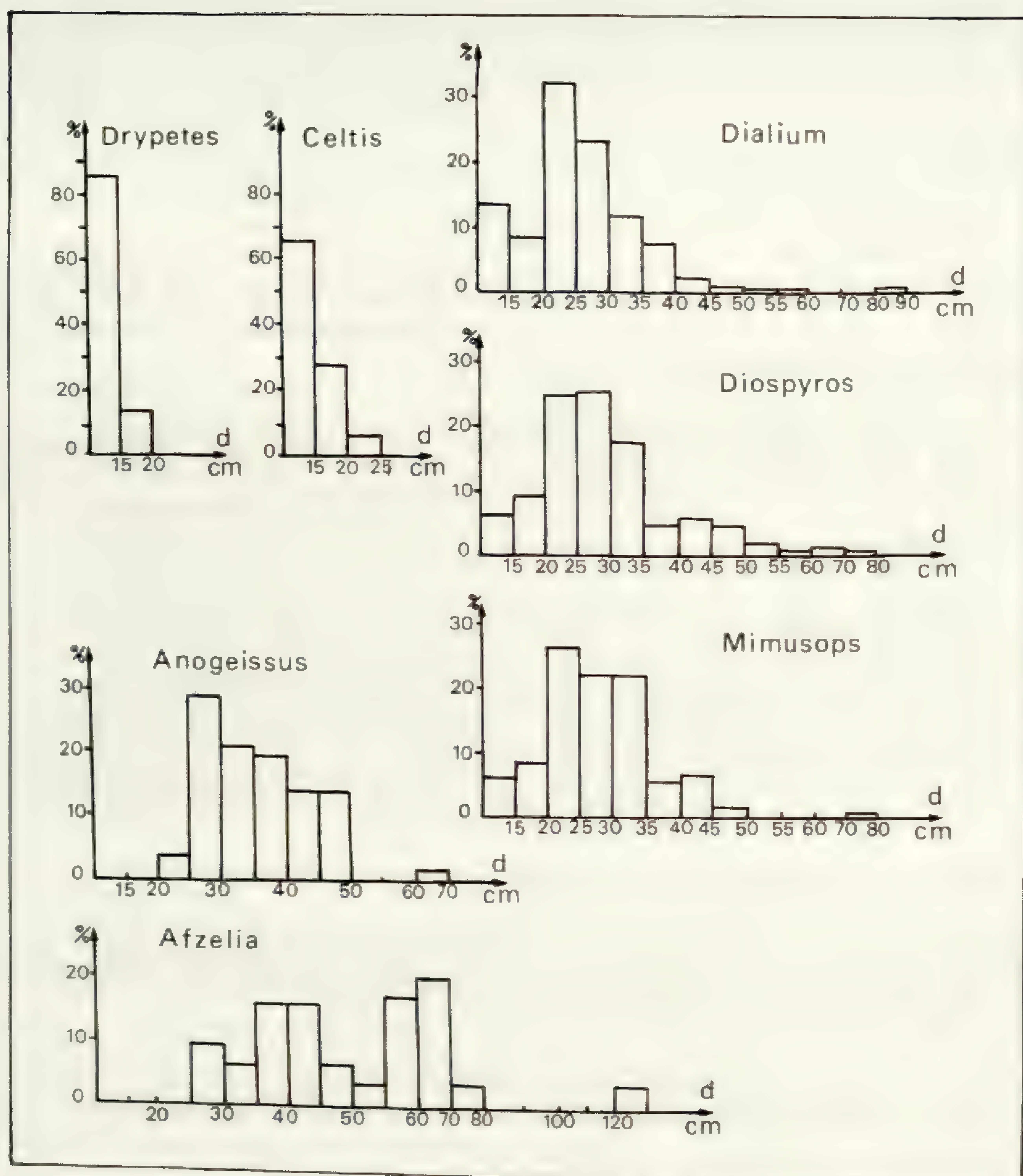


Fig. 4. — Répartitions par classe de diamètres des populations des espèces d'arbres les plus nombreuses. (Les mesures ont été effectuées sur 21 parcelles de 25 m × 25 m, réparties au hasard. Les pourcentages correspondent aux données numériques du tableau III.)

et de jeunes individus de ces espèces sont nombreux, on peut se demander si les arbres de grande taille trouvés actuellement en pleine forêt, ne se sont pas installés dans des espaces déboisés correspondant à des cultures antérieures à la date du classement. Ces grands arbres seraient donc des « persistent-seral » (Keay, 1957).

Pour *Anogeissus leiocarpus* une telle explication semble valable. En effet, nous avons vu beaucoup de jeunes individus de cette espèce dans les clairières. Sa basse fréquence dans l'inventaire floristique (tabl. I) est due à la localisation en pleine forêt des 21 parcelles de 5 m × 5 m. On peut penser que ses plantules et jeunes supportent mal l'ombre. La dissémination de ses graines par le vent fait d'*Anogeissus* un colonisateur des espaces déforestés,

abandonnés après les cultures. Au Ghana, Lawson *et al.* (1968) ont trouvé dans une savane guinéenne des sites de villages abandonnés « well marked by nearly single dominant stands of *Anogeissus leiocarpus*, which is accompanied by the weeds and other anthropophytes formely cultivated by the inhabitants » (p. 513). Ici dans la Lama nous avons vu çà et là quelques grands individus de *Dracaena arborea* et *Elaeophorbia drupifera* dispersés dans la forêt ; or, l'on sait que ces espèces sont souvent plantées comme végétaux fétiches dans un nouveau champ. En outre, entre les layons 11 et 12, à proximité de la ligne de base, existent dans la forêt basse un grand nombre d'*Anogeissus* de 15-20 m de haut, associés à des *Triplochiton scleroxylon* (de 20 m de haut) et où se remarquent deux gros pieds de *Spondias mombin* (de 40 cm de diamètre et de 25 m de haut), un *Dracaena arborea* et un *Blighia sapida*. Cette observation de trois espèces anthropophiles paraît prouver que les *Anogeissus*, grégaires, mais irrégulièrement répartis, sont installés sur d'anciens champs. Probablement certaines parcelles à *Anogeissus* abondants sont les derniers vestiges des installations des Fon réfugiés autrefois dans la Lama ; ils ont émigré, depuis, vers le plateau Adja, constituant les Kotafon (Mondjannagni, 1977). Donc, dans la forêt de la Lama, *Anogeissus* ne doit pas être interprété comme un reste d'une flore sèche. C'est tout simplement une espèce « opportuniste » colonisant par ses diaspores anémochores les endroits éclaircis. La taille élevée qu'atteint *Anogeissus* lui permet de subsister longtemps dans la forêt (à *Dialium*, *Diospyros* et *Mimusops*) après sa reconstitution, avec ses espèces climaciques, sur les clairières dues à l'activité humaine.

B. — Action humaine sur la forêt

Aujourd'hui, les habitants des divers villages, d'ethnie fon, établis sur les sols non argileux de bordure, se partagent tacitement la forêt pour la chasse (phacochères, guibs harnachés, céphalophes, singes), les récoltes de miel et de plantes médicinales. Mais leur impact principal est la culture du maïs. Les photographies aériennes de 1956 montrent qu'à cette date la forêt abîmée n'occupait plus que 12 000 ha sur les 16 000 de la zone classée. En 1976 elle recouvre moins de 9 000 ha. En effet, depuis une vingtaine d'années, même l'intérieur de la forêt est défriché et cultivé (fig. 5 et phot. 1), en particulier par les Holli venus de la dépression du Hollidjè au nord de Pobé. A la recherche de terre, quelques familles Holli se sont vues accordées par les villages de la périphérie, des portions de forêt (dont beaucoup avaient d'ailleurs été antérieurement défrichées comme l'indique le grand nombre d'*Anogeissus*).

Schématiquement, les opérations pour la culture de maïs en forêt sont les suivantes. Des layons délimitent des surfaces rectangulaires pouvant atteindre au maximum 1 ha. A partir d'octobre les arbustes de toutes dimensions et les petits arbres sont coupés. On les laisse sécher deux à trois mois et ils seront brûlés de décembre à février. Lorsque la parcelle a été incendiée, les résidus de bois sont ramassés, groupés et brûlés, afin qu'elle soit nette ; mais le dessouchage n'est pas pratiqué. Dès les premières pluies en mars, on sème le maïs dans des trous faits avec un bâton. Il y a chaque année deux semences : en mars pour une récolte en juin-juillet et en septembre pour une récolte en décembre. Les cultures sur la même parcelle se succèdent durant cinq à six ans. La première année un seul sarclage (des rejets d'arbres) suffit. Les années suivantes, il en faut plusieurs à cause de l'invasion par les

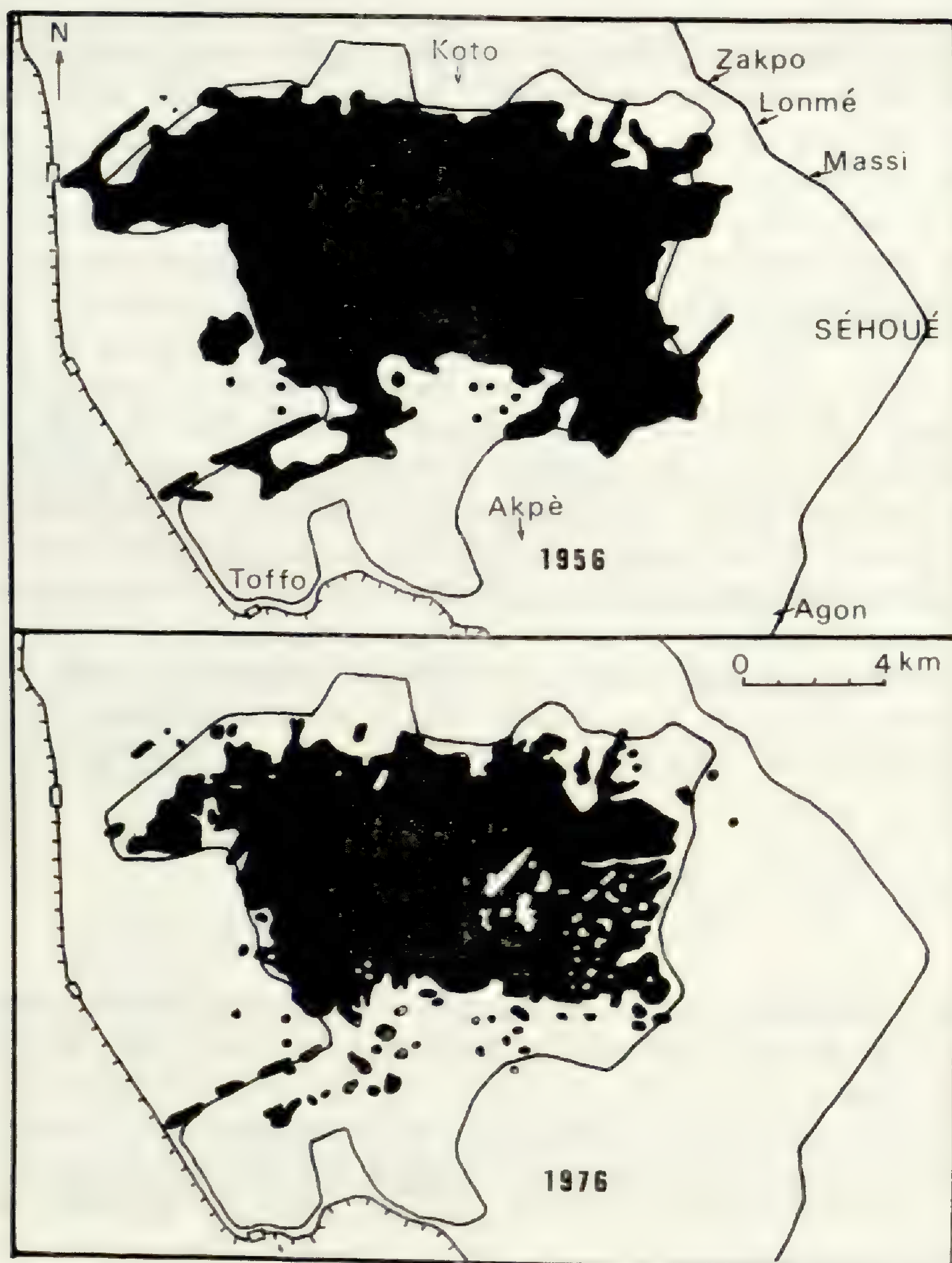


Fig. 5. — Diminution de la superficie de la forêt de la Lama par action humaine. (La forêt est en noir ; les espaces en culture, fourré ou savane sont en blanc. Les deux figures ont été dessinées à partir de la photo-interprétation de deux jeux de photographies aériennes, prises à vingt ans d'intervalle. On remarque qu'en 1976 les taches de cultures sont étendues à l'intérieur de la forêt.)

mauvaises herbes (*Ageratum conyzoides*, *Aspilia africana*, *Digitaria horizontalis*, *Emilia coccinea*, *E. praetermissa*, *Eupatorium odoratum*, *Merremia tridentata*, *Passiflora foetida*, *Triumfetta rhomboidea*, etc.).

Dans une grande parcelle défrichée et cultivée (maïs, haricot, patate douce, bananiers, un peu de coton...) en pleine forêt par des Holli depuis plus de quinze ans, nous avons relevé autour des cases les arbustes suivants : *Bombax brevicuspe*, *Deinbollia pinnata*, *Dracaena arborea*, *Ficus exasperata*, *Ficus* sp., *Holarrhena floribunda*, *Jatropha curcas*, *J. gossypiifolia*, *J. multifida*, *Moringa oleifera*, *Newbouldia laevis*, *Psidium guajava*. De

plus, des espèces typiquement de savane, commencent à s'installer : *Anthocleista nobilis, Nauclea latifolia, Phyllanthus discoideus, Vitex doniana.* Ce qui confirme la phrase de MONDJANNAGNI (1969) qui note « à l'intérieur de la forêt un cas de savanisation anthropique » (p. 115).

En d'autres points abondent des peuplements de la Marantacée *Hypselodelphys violacea* qui forme un fourré bas (2 m) et dense. On sait (SCHNELL, 1971) que cette espèce caractérise les formations secondaires forestières et gêne le « développement des semis d'arbres et par conséquent la reconstitution de la forêt ». Dans ces peuplements nous n'avons noté que quelques autres espèces (*Acacia pennata, Adenia cissampeloides, A. lobata, Cissus populnea, Combretum grandiflorum, Entada manii, Erythrococca anomala, Flagellaria guineensis, Olyra latifolia, Trema guineensis, Urera obovata*). Sur leurs bordures, à proximité de la forêt il y a des *Albizia zygia* et des *Triplochiton scleroxylon.*

Enfin dans les zones défrichées depuis longtemps abondent à côté des *Ceiba* et *Chlorophora*, de nombreux pieds de *Spathodea campanulata*, caractéristique des forêts secondarisées, de *Cola gigantea* et aussi d'*Adansonia digitata* et de *Bombax buonopozense.*

III. LES FORMATIONS VÉGÉTALES DU POURTOUR DE LA FORÊT

LES SAVANES (fig. 6, 7, 8, phot. 5, 4)

Il s'agit de formations mixtes herbacées-ligneuses où le feu passe généralement chaque année, en fin de saison sèche.

Le peuplement ligneux, haut de 2 à 8 m, de densité variable (25 % à 80 % de recouvrement suivant les endroits) comprend surtout :

Anthocleista nobilis (rare)
Allophyllus africanus
Annona senegalensis
Anogeissus leiocarpus
Bridelia ferruginea
Byrsocarpus coccineus
Combretum molle
Crossopteryx febrifuga
Cussonia barteri
Daniellia oliveri
Fagara zanthoxyloides
Flacourtia flavescens
Gardenia ternifolia
Hymenocardia acida
Kigelia africana
Lannea kerstingii
Lonchocarpus sericeus
Mezoneuron benthamianum
Nauclea latifolia
Parinari polyandra (rare)
Parkia biglobosa
Phyllanthus discoideus
Piliostigma thonningii
Pseudocedrela kotschyi
Pterocarpus erinaceus
Securinega virosa
Stereospermum kunthianum
Terminalia avicennioides (assez rare)
Terminalia glaucescens
Trema guineensis
Uvaria chamae
Vitex doniana

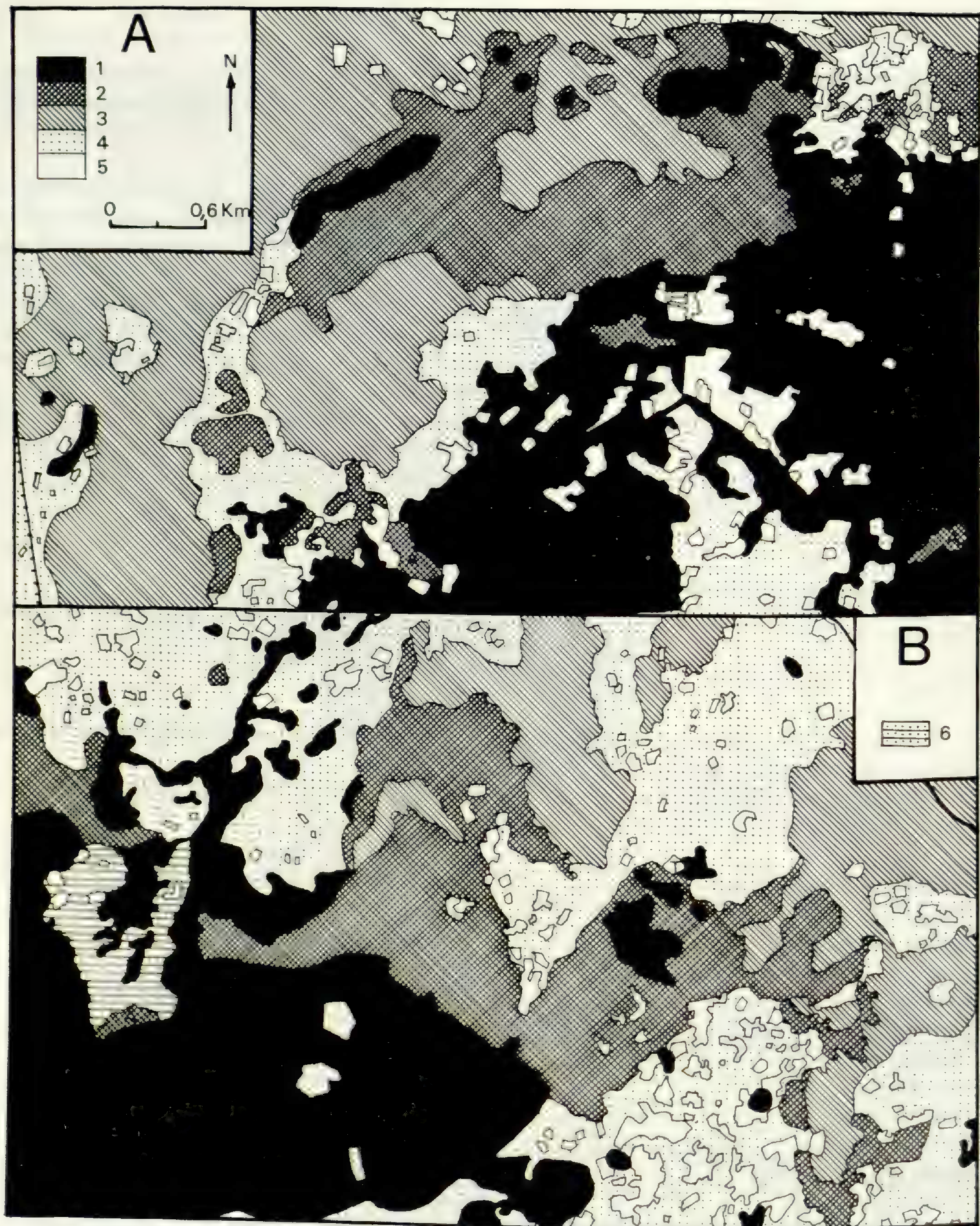


Fig. 6. — La mosaïque forêt-savane à la bordure nord de l'aire classée : A, calque de la photo aérienne 41 de la mission 1976. — B, calque de la photo aérienne 46 de la mission 1976. (Les figures A et B sont localisées sur la figure 1 B. 1 : forêt ; 2 : fourré ; 3 : savane ; 4 : champs cultivés depuis au moins un an ; 5 : champs nouvellement établis en 1975-76 ; 6 : parcelle à Marantacées ; A : peuplements à nombreux *Anogeissus leiocarpus*.)

En quelques points s'y ajoutent *Adansonia digitata*, *Borassus aethiopum*, *Erythrina senegalensis*, *Ficus exasperata*, *Psidium guajava* et *Spondias mombin*, de même que quelques lianes (*Cissus populnea*, *Clerodendrum capitatum*, *Entada abyssinica*, *Paullinia pinnata*). Dans les zones basses existent des peuplements à *Acacia polyacantha* subsp. *campylacantha* (dans d'anciens champs) et des *Mitragyna inermis*.

Le peuplement herbacé, haut de 2 m environ en octobre, a une densité variable (0 à 50 % de recouvrement). Ce sont les Graminées qui dominent :

Andropogon tectorum
Beckeropsis uniseta
Ctenium newtonii
Hyparrhenia rufa
Imperata cylindrica
Loudetia simplex
Panicum maximum
Pennisetum polystachion
Schizachyrium sanguineum
Sporobolus pyramidalis

D'autres espèces se mêlent aux Graminées :

Aframomum sceptrum
Ageratum conyzoides
Alysicarpus glumaceus
Aspilia africana
Biophytum petersianum
Borreria scabra
Cassia mimosoides
Crotalaria retusa
Crotalaria sp.
Desmodium giganteum
Dissotis theifolia
Eriosema psoraleoides
Fimbristylis hispidula
Grewia mollis
Hibiscus articulatus
Hibiscus trionum
Indifogera pulchra
Haumaniastrum quarrei
Hybanthus enneaspermus
Hyptis spicigera
Kyllinga erecta
Merremia tridentata
Mucuna pruriens
Pandiaka involucrata
Polygala arenaria
Polygala baikiei
Sebastiana chamaelea
Sida acuta
Tephrosia elegans
Uraria picta
Vigna reticulata
Waltheria indica

Une telle formation correspond à la définition des savanes et sa composition floristique est typique des savanes sud-guinéennes (Hopkins, 1974). On y remarque l'absence du karité (*Vitellaria paradoxa*) et de *Lophira lanceolata*.

Cette savane est très visible de part et d'autre de la route de Séhoué à Zakpo et près d'Akiza (fig. 6). Des cultures de maïs, haricot, arachide s'y pratiquent. Les sols qui la supportent sont variables, certains sableux près des buttes témoins à terre de barre et d'autres argileux, identiques à ceux de la forêt (fig. 8 C et D). En divers points, il y a des peuplements d'*Elaeis*, dont certains atteignent 10 m de haut, ce qui témoigne de leur ancienneté.

Les fourrés (phot. 6)

Entre les savanes et la forêt existe une formation de pénétration difficile où le feu ne passe pas et qu'on peut appeler un fourré. Étendu sur plus de 600 m en certains points, surtout dans les bordures NE et NW (fig. 6), le fourré comprend (fig. 7 A) :

— de 0 à 5 m une strate à recouvrement de plus de 100 % (c'est-à-dire fermée) et à composition floristique semblable à celle de la forêt. En particulier *Dialium*, *Diospyros*, *Celtis brownii* et *Mimusops* y sont abondants, mais leurs diamètres sont petits.

— de 5 à 12 m, une strate claire (25 à 50 % de recouvrement) ou très claire (0 à 25 % de recouvrement) comprenant surtout *Anogeissus leiocarpus*, *Combretum molle*, *Fagara zanthoxyloides* (très abondant), *Lannea kerstingii*, *Piliostigma thonningii*, *Pterocarpus erinaceus*, *Terminalia glaucescens* (abondant). En quelques endroits, nous avons rencontré aussi *Afzelia africana* et *Psidium guajava*.

A cause de la présence de ces deux strates, le terme de bois-fourré conviendrait peut-être mieux que celui de fourré pour qualifier cette formation.

Sur les layons 15 et 16, dans ce fourré, existent des enclaves de savane avec des arbres de gros diamètre : *Kigelia africana*, *Lannea kerstingii*, *Lonchocarpus sericeus* comprenant

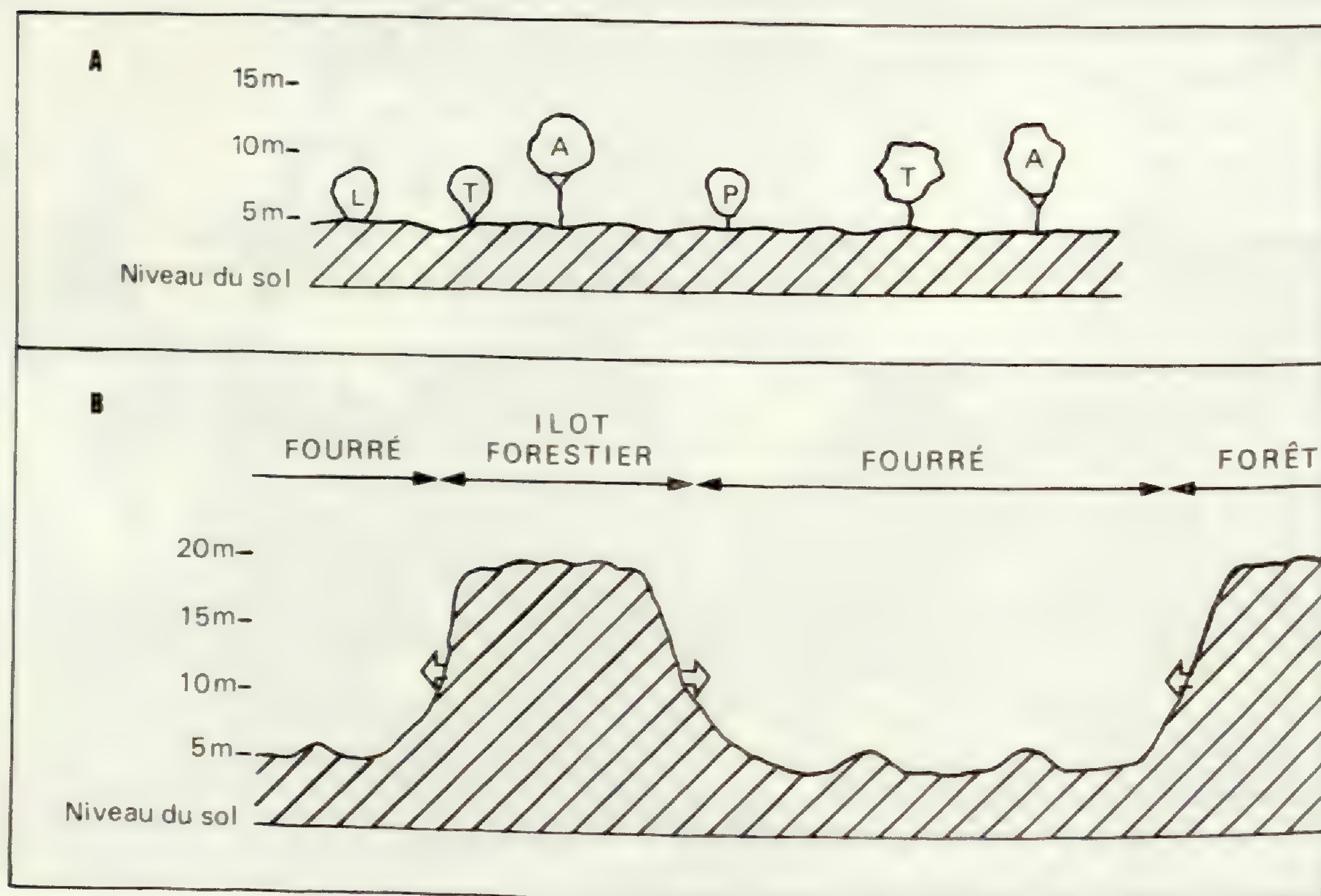


Fig. 7. — Schéma du fourré et de son contact avec la forêt : A, schéma de la structure du fourré. De 0 à 5 m les hachures représentent la dense végétation constituée d'espèces de la forêt ; les arbres au-dessus sont des espèces de savane comme *Anogeissus leiocarpus* (A), *Terminalia glaucescens* (T), *Pterocarpus erinaceus* (P) et *Lannea kerstingii* (L). — B, schéma de la progression de la forêt (flèches) sur le fourré à partir d'îlots forestiers (non détruits lors de la mise en culture antérieure).

chacun un pied de 40 à 49 cm et des *Vitex doniana* (quatre de 40-49 cm, deux de 50-59 cm, un de 60-69 cm). Ces enclaves sont, sur leurs bords, envahies par *Allophyllus africanus*, *Fagara zanthoxyloides*, *Flacourtia flavescens*, *Psychotria vogeliana* et *Uvaria chamae*. Elles deviendront vraisemblablement un fourré.

Origine de ces formations

La forêt, le fourré et une grande partie des savanes occupent les mêmes sols, argileux et inondables, comme l'indique la comparaison des figures 3, 5 et 6. Une analyse granulométrique de la tranche 20-30 cm des sols sous forêt, fourré et savane (fig. 8 A, B, C) confirme la similitude de leur granulométrie. Les trois formations végétales différentes n'ont donc pas un déterminisme édaphique. Mais puisque les savanes existent aussi sur les sols sableux (fig. 8 D), situés un peu plus haut topographiquement, il est logique de rechercher l'origine de la savane et du fourré dans l'activité humaine.

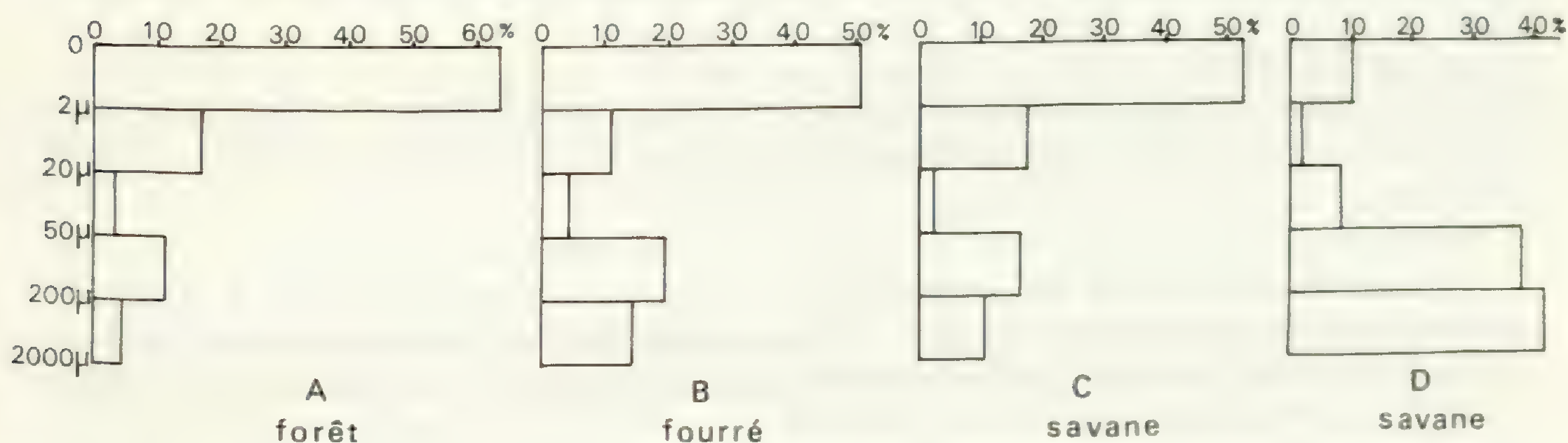


Fig. 8. Représentation des analyses granulométriques des sols sous forêt, sous fourré et sous savane. (C'est la tranche 20-30 cm qui a été analysée.)

Partout où celle-ci se poursuit aujourd'hui par les feux annuels et les cultures, il y a la savane. Là où elle a cessé depuis le classement s'est mis en place le fourré. Sa strate basse, de pénétration malaisée, est un stade de reforestation implantée sur d'ancienne savanes dont les arbres constituent sa strate haute de 5 à 12 m (fig. 7 A).

Cette reforestation (fig. 7 B) après l'arrêt des activités humaines permet de comprendre l'existence d'arbres savanicoles morts dans la forêt. Ainsi, on trouve de nombreux individus de *Fagara zanthoxyloides*, *Lannea kerstingii*, *Piliostigma thonningii*, *Pterocarpus erinaceus* et *Terminalia glaucescens*, morts sur pied, en périphérie de la forêt, sur 1 km environ en deçà du fourré. Il y a tous les stades, depuis des arbres morts récemment jusqu'à certains, situés plus à l'intérieur dont ne subsiste que le bois de cœur. Il est vraisemblable que le fort couvert forestier n'a pas permis à ces cinq espèces de survivre et de se reproduire avec la reconstitution et la progression forestières. Plus près du fourré, ces espèces sont vivantes et de plus en plus nombreuses à mesure qu'on se rapproche de la savane.

De même, l'opposition dans le fourré entre les petits diamètres des *Dialium* et *Diospyros* et ceux plus grands d'*Anogeissus*, *Fagara*, *Lannea*, *Piliostigma*, *Pterocarpus* et *Terminalia*, sont explicables par la reforestation. D'ailleurs, les plus grands diamètres des arbres forestiers mesurés ne furent rencontrés qu'à 800 m environ du fourré.

Donc l'origine du fourré paraît similaire à celle des portions de forêts riches en *Anogeissus*. Les parties déboisées pour les cultures, à l'intérieur de la forêt, ont pu être colonisées, après leur abandon, par les semences anémochores d'*Anogeissus*. Celles défrichées sur le pourtour de la forêt l'ont été par cette espèce mais aussi par d'autres au pouvoir de dispersion moindre et qui ont dû se propager de proche en proche, à partir des savanes voisines. Ces espèces savanicoles ont subsisté sans concurrence tant que le feu passait chaque année. Après le classement et la suppression du passage du feu, les espèces de la forêt mieux adaptées au milieu de la Lama, ont pu occuper (ou réoccuper) les places anciennes incendiées ; cette progression de la forêt se continue de nos jours. On sait qu'en Afrique ce phénomène a été décrit de nombreuses fois (importante bibliographique dans AVENARD, 1969) et MONDJANNAGNI (1969), pour la région qui nous intéresse, l'a déjà signalé (p. 114 et 154) sans le détailler. Dans l'ouest du Nigéria, en régime climatique voisin de celui de la Lama, CLAYTON (1958) a étudié avec minutie la reconstitution forestière après l'abondon des cultures.

CONCLUSIONS

L'apport principal de ce qui précède nous semble être la mise en évidence de la complexité botanique de la zone classée de la Lama à cause surtout de l'action humaine. La forêt ne paraît pas avoir atteint un état d'équilibre. Elle est plus une mosaïque à divers stades d'évolution qu'un climax, comme le prouvent :

— ses caractères structuraux (faible hauteur de la voûte en particulier) ;
— ses caractères physionomiques (sempervirence et éclaircie de la strate 15-25 m) ;
— sa composition floristique mixte et influencée par l'homme.

Nous pensons donc qu'il s'agit d'une forêt anciennement secondarisée en voie de reconstitution. Il est difficile de dire si, avec le temps, l'évolution de la forêt tendra vers un type plus courant de forêt dense semi-décidue, car les classes des diamètres des arbres qui, au sud du Bénin, constituent la strate des mégaphanérophytes des forêts semi-décidues, ne le prouvent pas. Dans l'espace, par contre, il ne fait pas de doute que, sans intervention humaine, la forêt se reconstituerait et avancerait sur les savanes environnantes par l'intermédiaire d'un fourré. Des études ultérieures de dendrochronologie des arbres de savane, inclus dans la partie périphérique de la forêt, pourront en préciser la vitesse de progression là où le phénomène n'est pas perturbé.

Il serait intéressant aussi de savoir si sur les sols sableux, les savanes sont dérivées, ayant envahi d'anciens défrichements, ou si ce sont des savanes proches de la végétation édapho-climatique, installée là (forêt claire peut-être). Certains auteurs pensent qu'un épisode climatique sec assez récent, datant de 2000 à 3000 ans en Afrique occidentale (LIVINGSTONE, 1975) a pu provoquer une rétraction des forêts denses et une extension des forêts claires. Depuis lors, le climat étant redevenu plus humide, le phénomène inverse se produit.

En admettant ces hypothèses, ici dans la Lama, la forêt dense basse à *Dialium*, *Diospyros* et autres essences pourrait avoir avancé à partir des points bas, qui auraient servi de refuge aux espèces les plus sensibles à la sécheresse lors de l'épisode sec ; la forêt aurait longé les ruisseaux de la dépression et pouvait ressembler aux galeries forestières de la zone guinéenne. Le sol argileux aurait, ultérieurement, favorisé l'extension de la forêt, d'autant plus que l'homme, comme cela a été démontré au Nigéria (ADEJUWON, 1971), préfère pour ses cultures les sols aérés.

Mais on doit reconnaître que dans l'état actuel de notre information, pour le Bénin, l'explication par l'emprise humaine sur le milieu est plus convaincante et paraît moins hypothétique. Le sud du pays est densément peuplé depuis plusieurs siècles (MONDJANNAGNI, 1977). Une telle population n'a pu que fortement modifier le milieu. Dans un régime climatique avec une saison sèche assez longue, il est normal que la savanisation ait progressé, rapidement sans doute, comme paraît le prouver le début d'un tel phénomène observé à l'intérieur de la forêt, sur une parcelle défrichée et occupée depuis moins de vingt ans. Le sol sableux des bordures de la moitié nord de la forêt a pu faciliter l'installation des espèces savanicoles. Mais c'est l'homme qui, par la destruction pour ses cultures des forêts denses, est ici le facteur essentiel de la savanisation. La savane est donc, à notre avis, une savane dérivée.

La forêt de la Lama, grâce à son sol argileux, était un des derniers refuges actuels d'une forêt dense pas trop abîmée, bien qu'influencée par d'anciennes pratiques culturales. Vu la rapidité de sa destruction depuis vingt ans, on ne peut que s'inquiéter sur son avenir, si les autorités administratives ne renforcent pas le dispositif de surveillance, trop relâché aujourd'hui. Mais cet avenir, comme celui de tous les îlots forestiers du pays, dépend de l'abandon de la culture itinérante, et son remplacement par d'autres méthodes.

En ce qui concerne la flore, quelques espèces, à notre connaissance nouvelles pour le Bénin, ont été trouvées. Elles sont déposées à l'Herbier de l'Université Nationale du Bénin (U.N.B.). Pour les savanes ce sont : *Dissotis theifolia* (Melastomataceae) (2440), *Haumaniastrum quarrei* (Labiatacées) (2441), *Hyptis spicigera* (Labiataceae) (2442), *Polygala baikiei* (Polygalaceae) (2443). Dans la forêt, neuf de ces espèces sont communes à toute l'Afrique occidentale : *Asplenium emarginatum* (Adiantaceae) (2201), *Cassipourea congoensis* (Rhizophoracées (2444), *Cissus adenopoda* (Ampelidaceae) (2445), *Coffea ebracteolata* (Rubiacées) (2446), *Cordia senegalensis* (Boraginaceae) (2447), *Erhetia cymosa* var. *cymosa* (Boraginaceae) (2225), *Mimusops andongensis* (Sapotaceae) (2173), *Ouratea affinis* (Ochnaceae) (2448), *Rinorea kibbiensis* (Violaceae) (2249), *Tylophora sylvatica* (Asclepiadacaeae) (2282) ; pour quatre espèces, leur trouvaille dans la Lama étend la connaissance de leur aire à l'ouest du Nigéria : *Dennettia tripetala* (Annonaceae) (2450), *Icacina trichantha* (Icacinaceae) (2126), *Psychotria latistipula* (Rubiaceae) (2218), *Salacia staudtiana* (Celastraceae) (2296) : pour une espèce, cela étend la connaissance de son aire à l'est du Togo : *Connarus thonningii* (Connaraceae) (2451).

Remerciements

Le travail dans la forêt et l'utilisation des photographies aériennes prises en 1976 ont été facilités grâce à la coopération de MM. S. OGOUMA, L. WOROU (Directeurs du Service des Eaux et Forêts de la R. P. du Bénin), de MM. E. BOURGUIGNON et H. E. MARSH (Directeurs du Projet FAO/PNUD « Développement des ressources forestières du Bénin »). Nous les remercions très vive-

ment. Nous exprimons aussi notre gratitude aux Prs E. Adjanohoun et A. Mondjannagni, avec qui nous avons eu des discussions sur la région étudiée, de même qu'au Dr L. Ake Assi et à Mme S. de Souza qui ont bien voulu vérifier la détermination de certaines espèces récoltées.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adejuwon, J. O., 1971. — Savanna Patches within Forest Areas in Western Nigeria : a study of the dynamics of Forest Savanna Boundary. *Bull. Inst. fond. Afr. noire*, sér. A, **33** (2) : 327-344.

Adjanohoun, E., 1968. — Le Dahomey *In* : Conservation of Vegetation in Africa South of the Sahara (Proceedings of an AETFAT. Symp. in Uppsala, Sept. 1966). *Acta phytogeogr. suec.*, **54** : 86-91.

Aubréville, A., 1937. — Les forêts du Dahomey et du Togo. *Bull. Com. Étud. hist. scient. Afr. occid. fr.*, **20** (1-2) : 1-112.

Avenard, J.-M., 1969. — Réflexions sur l'état de la recherche concernant les problèmes posés par les contacts forêts-savanes. ORSTOM, *Initiations*, **14** : 154 p.

Clayton, W. D., 1958. — Secondary vegetation and the transition to savanna near Ibadan, Nigeria. *J. Ecol.*, **46** : 217-238.

Hopkins, B., 1974. — Forest and Savanna. Heinemann, London : 154 p.

Houessou, A., 1974. — Étude des formations détritiques de l'Ouest du bassin sédimentaire côtier du Dahomey. Thèse 3e cycle, Lille : 138 p. (ronéo).

Keay, R. W. J., 1957. — Wind-dispersed species in a Nigerian forest. *J. Ecol.*, **45** : 471-478.

— 1959. — Carte de la Végétation de l'Afrique au sud du tropique du Cancer. Trad. A. Aubréville. AETFAT & UNESCO, Oxford Univ. Press : 24 p.

Lawson, G. W., J. Jenik & K. O., Armstrong-Mensah, 1968. — A study of a vegetation catena in guinea savanna at Mole Game Reserve (Ghana). *J. Ecol.*, **56** : 505-522.

Livingstone, D. A., 1975. — Late Quaternary Climatic Change in Africa. *Ann. Review of Ecology and Systematics*, **6** : 249-280.

Marsh, H. E., 1976. — Inventaire d'aménagement de la forêt classée de Lama. FAO/PNUD (BEN 73/014), Rapport technique 1, 32 p., annexes (ronéo).

Mondjannagni, A., 1969. — Contribution à l'étude des paysages végétaux du Bas-Dahomey. *Annls Univ. Abidjan*, sér. G., **1** (2) : 191 p.

— 1977. — Campagnes et villes du Sud de la République Populaire du Bénin. Mouton, Paris : 615 p.

Paradis, G., 1975*a*. — Physionomie, composition floristique et dynamisme des formations végétales d'une partie de la Basse Vallée de l'Ouémé (Dahomey). *Annls Univ. Abidjan*, sér. C, **11** : 65-101.

— 1975*b*. — Observations sur les forêts marécageuses du Bas-Dahomey : localisation, principaux types, évolution au cours du Quaternaire récent. *Annls Univ. Abidjan*, sér. E, **8** : 281-315.

Raeder-Roitzch, J. E., 1972. — Report on forestry in Dahomey. Part II. Background Information. FAO WS/C 8603. (Rapport ronéo, non publié).

Schnell, R., 1971. — Introduction à la phytogéographie des pays intertropicaux. Vol. II : Les milieux, les groupements végétaux. Gauthier-Villars éd., Paris : 503-951.

Slansky, M., 1962. — Contribution à l'étude géologique du bassin sédimentaire côtier du Dahomey et du Togo. *Mém. B.R.G.M.*, **11** : 270 p.

VIENNOT, M., 1966. — Étude des sols de la dépression de la Lama et de ses bordures. Carte pédologique de reconnaissance au 1/50 000. ORSTOM, Cotonou 58 p. (ronéo).

VOLKOFF, B., 1976. — Carte pédologique de reconnaissance au 1/200 000, feuille Porto-Novo. ORSTOM, Paris.

Cartes régulières de l'Afrique de l'Ouest au 1/200 000. Feuille NB-31-XV, Porto-Novo et feuille NB-31-XXI, Zagnanado.

Photographies aériennes, 1956. — Mission NB-31-XIII-XV, AOF 56-57. Photos 800-805, 721-727, 763-770. IGN, Paris.

Photographies aériennes, 1976. — Mission « Forêt de Lama ». Meridian Airmaps ltd, Malborough Road, Lancing-Sussex.

Manuscrit déposé le 3 février 1977.

PLANCHE I

1. — La forêt de la Lama vue d'un champ de maïs installé à l'intérieur. Des *Elaeis* (à gauche) commencent à s'établir. (Photo prise en novembre 1976.)
2. — Un aspect de l'intérieur de la forêt : la lumière pénètre facilement.





PLANCHE 1

PLANCHE II

3. — Forêt jeune à la périphérie nord-ouest, dont le sous-bois avait été coupé en février en vue d'y mettre le feu pour établir des champs cultivés. (Photo prise en juin 1976.)
4. — Savane de bordure de l'aire classée : là, la savane est très boisée sauf au premier plan.





PLANCHE II

PLANCHE III

5. — Savane de bordure avec un *Terminalia glaucescens* au premier plan.
6. — Fourré de bordure de la forêt classée : les grands arbres sont des espèces savanicoles.





PLANCHE III